Ana- und Kladogenese, Mikro- und Makroevolution – Einige Ausführungen zum Problem der Benennung

M. GUTMANN, M. GUDO & T. SYED

Vorbemerkung

In diesem Band ist vom gleichen Autorenteam ausgeführt worden, dass sich eine auf den ersten Blick begrüßenswerte Gleichheit konstruktionsmorphologischer und molekular-kladistischer Großphylogenien ergibt (wir verwenden hier nur den Ausdruck „kladistisch“ im Wissen um die Differenziertheit des Methodentypus im einzelnen). Wir deuteten dort bereits an, dass diese „Gleichheit“ der Ergebnisse aus methodologischer Betrachtungsweise heraus nicht ganz so unzweifelhaft sein könnte, wie es auf den ersten Blick scheint – es ergibt sich vielmehr ein eigentümliches Patt:

1. Man könnte die Identität der Ergebnisse als Bestätigung für eine konstruktionsmorphologisch-systematische Einteilung des Tierreiches ansehen, d. h. als repräsentativ für ein „natürliches System“; dann müssen die morphologischen Datensätze der nicht-konstruktionsmorphologischen Positionen (die nicht selten in einem direkten Gegensatz zur Konstruktionsmorphologie standen) als unzureichend oder „unpassend“ verstanden werden. Der Gegensatz liefe dann quer durch die Kladistik, indem die genetischen Merkmale als „passend“ ausgewiesen wären und mit der Alternative zur *kladistisch-morphologischen* Betrachtung, der *konstruktionsmorphologischen* übereinstimmen.

   Als Alternative ergibt sich:

2. Die Übereinstimmung der Ergebnisse ist eine rein zufällige und kann damit nicht als Nachweis eines „natürlichen Systems“ angesehen werden. Dann verliefe der Gegensatz zwischen Konstruktionsmorphologie und Kladistik und die Übereinstimmung kann von keiner Seite in Anspruch genommen werden.

Wie weit hängt die Molekularsystematik von der Morphologie ab?

Wie auch immer man sich entscheidet, es wird entweder begründet werden müssen, warum im ersten Fall die kladistische Methode, die nun mit einem veränderten Datensatz (nicht mehr mit morphologischen Merkmalen, sondern mit molekularen und genetischen Daten) die „richtigen“ (gemessen an dem dann als Standard gesetzten konstruktionsmorphologischen Vorgehen) Ergebnisse liefert, oder es muss umgekehrt die Frage offen bleiben, welche der beiden Methoden überhaupt dazu in der Lage ist, im Ergebnis das „natürliche System“ zu repräsentieren. These 2, die Annahme einer „zufälligen Übereinstimmung“, ist natürlich nur unter der Voraussetzung vertretbar, dass die Molekularsystematik eine von der morphologischen Evolutionistik unabhängige Methode darstellt. Diese Annahme erscheint angreifbar, wenn man bedenkt, dass die spätestens seit der Studie von FIELD et al. (1988) gebräuchlichen 18S rRNA/DNA-Markersequenzen nur im Zusammenhang mit paläontologischen Daten etabliert werden konnten: Computergenerierte „Gen-Stammbäume“ wurden ursprünglich anhand von Vergleichen mit dem fossil record für stimmig bzw. brauchbar erklärt. Die Interpretation des fossil record beruht wiederum auf auf Morphologie-basierten Theoremen, letztendlich kann also eine Abhängigkeit molekularsystematischer Methoden von morphologischen Methoden nicht von der Hand gewiesen werden.

Andererseits gelten die Ergebnisse der ersten molekularen Großphylogenie von FIELD et al. (1988) mittlerweile als überholt. Die von ADOUTTE et al. (1999) präsentierte „New Animal Phylogeny“ (NAP) baut zwar weiterhin auf vergleichender Auswertung von 18S-Markersequenzen auf, es werden jedoch heutzutage eine Reihe möglicher Fehlerquellen berücksichtigt, die in den Anfängen der Molekularsystematik – laut ADOUTTE et al. (1999: 105) eine „era of naive optimism and great expectations“ – noch nicht ausreichend be-

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007):
23–36

kannt waren. Zu diesen Fehlerquellen wird insbesondere das sogenannte LBA-Phänomen gezählt (LBA=long branch attraction, d. h. das artifizielle Gruppieren von Taxa mit „langen Ästen", letztere geben graphisch eine hohe Anzahl von Nukleotid-Substitutionen wieder). Als Konsequenz wurde versucht, schnell evoluierende Sequenzen („fast evolving sequences") vorab zu ermitteln (durch den sog. relative rate test), um diesen verzerrenden Faktor aus der weiteren Analyse ausschließen zu können. Im Ergebnis änderte sich z. B. die Position der Nematoden, was in letzter Konsequenz zu einer der entscheidenden Neuerungen der NAP, der Ecdysozoa-Hypothese, führte.

Dieser Prozess der Fehlererkennung wiederholte sich während der Einführung eines neuen molekularsystematischen Ansatzes, den sog. „phylogenomics". Die nachträgliche Erkennung des LBA-Effektes führte hier ebenfalls zur Korrektur vorangegangener Ergebnisse (vgl. TELFORD & COPLEY 2005). Erste phylogenomische Analysen (d. h. Auswertung einer hohen Anzahl von Genen, z.Z. bis zu ca. 800 Sequenzen) konnten die Ecdysozoa-Hypothese nicht bestätigen, nach Erkennung und Ausschaltung des LBA-Faktors hingegen wurden die Ecdysozoa – und damit auch die NAP – untermauert (DOPAZO & DOPAZO 2005).

Die These scheint vertretbar, dass es für die Erkennung und Ausschaltung von Fehlerquellen keiner Kritik von Seiten der Morphologen bedurfte – verzerrende Effekte durch unterschiedliche Mutationsraten wären ohnehin aufgefallen. Für die NAP ist außerdem zu bemerken, dass sie ja ebenfalls *etablierten* morphologischen Theorien widerspricht, so gesehen also weiterhin der Verdacht auf ungeeignete Methoden bestünde (und z. B. in den Lehrbüchern von AX und NIELSEN auch geäußert worden ist). Die Akzeptanz der NAP beruht in hohem Maße auf parallel erhobenen Befunden, welche zentrale, durch 18S/28S-Analysen ermittelte Aussagen unterstützen (z. B. Ecdysozoa-Hypothese durch spezifische immunhistochemische Anfärbung des Nervensystems (HAASE et al. 2001) und genomische Verteilung bestimmter Intronsequenzen (ROY & GILBERT 2005), oder Position der Acoela durch mtDNA-Daten und Hox-Gen-Daten (COOK et al. 2004, RUIZ-TRILLO et al. 2004)). Aus diesen Gründen wird in vorliegender Arbeit davon ausgegangen, dass morphologische und molekularbiologische Methoden, trotz unabstreitbarer Zusammenhänge bei der Etablierung von Markersequenzen, als weitgehend unabhängige Ansätze zur Erforschung phylogenetischer Zusammenhänge betrachtet werden können.

Empirisch wie methodologisch ließe sich gegen die Interpretation der Methoden, die zur Erstellung der Dendro- und Phylogramme verwendet werden einiges einwenden. Das soll hier jedoch nicht geschehen; wir wollen uns vielmehr dem aufgezeigten Patt selber unter einem methodologischen Gesichtspunkt widmen, unter dem es üblicherweise nicht betrachtet wird; wir nehmen also die Ergebnisse von Konstruktionsmorphologie und Molekularsystematik empirisch als gegeben und akzeptiert an. Es ist dann zu untersuchen, ob und inwieweit der Unterschied von „anagenetischer" und „kladogenetischer" Untersuchung überhaupt „dieselben" Ergebnisse liefern können. In einem weiteren Schritt wollen wir zudem die Frage anschließen, ob die Unterscheidung von Anagenese vs. Kladogenese hinsichtlich der bezeichneten Gegenstände identisch (also referentengleich) der Unterscheidung von mikro- vs. makroevolutionärer Transformation ist.

Benennung und Benamung

Die Benennung von Gegenständen gehört unbestreitbar zu den grundlegenden Funktionen des Sprechens. Durch dieses Benennen gelangen wir nämlich zur situationsinvarianten Bezeichnung von Gegenständen. Die Gleichheit des Namens, so könnten wir etwas vorschnell sagen, verbürgt nachgerade die Gleichheit des Gegenstandes, auf den der jeweilige Ausdruck sich bezieht. Als solches ist der Vorgang so vertraut, dass es kaum lohnenswert scheint, ihn – zumal im Zusammenhang evolutionärer Forschung – zum Gegenstand der Betrachtung zu erheben. Doch so vertraut sie auch erscheint, so irritierend wird Benennung gerade dann, wenn nach der *Eindeutigkeit* der resultierenden Bezeichnungen gefragt wird. Auf den ersten Blick scheint diese Eindeutigkeit bei der evolutionären Beschreibung einfach durch den Referenten festgelegt zu werden: wenn wir etwas als einen Arm bei einem Angehörigen des Bauplanes 1 bezeichnen, so werden wir dies auch bei einem, nach Ähnlichkeitskriterien entsprechenden, Teil eines Angehörigen eines Bauplanes 2 tun. Wissen wir ferner, dass Bauplan 2 aus Bauplan 1 hervorgegangen ist, dann können wir mit Fug die entsprechenden Teile bei den Angehörigen des Bauplanes 1 und 2 als gleich ansprechen. Schon dieses einfache Beispiel zeigt aber, dass wir zwei Fälle grundsätzlich zu unterscheiden haben:

1. Beschreiben wir rezente Formen als Angehörige von Bauplänen, dann werden wir in der Regel einfach abstraktiv verfahren. D.h. wir werden eine Reihe von Merkmalen auszeichnen, bezüglich deren wir die Zugehörigkeit zum Bauplan bestimmen. Wir gelangen kurzum zu dem, was SIEWING den „Durchschnitt" eines Lebewesens bezüglich der übergeordneten Gruppe nannte:

> „Hier gemeint ist der »generalisierte Typus Mollusca«, wie man ihn etwa in Lehrbüchern dargestellt findet (...); er ist so etwas wie ein Durch-

schnittsmollusk, gleichsam der konzentrierte Habitus der ganzen Klasse Mollusca, etwa die Zusammenfassung dessen, was uns einfällt, wenn man den Begriff »Weichtier« benutzt. Er ist mit keiner Art identisch, es besteht auch keine Aussicht, ihn etwa einmal Fossil oder durch Entdeckung zu finden; es gibt ebenso viele Abweichungen von diesem Typus, wie es Arten gibt.“ (SIEWING 1982:176)

Wir können auf dieser Grundlage eine klassische Taxonomie errichten, wobei wir mehrere unserer Baupläne erster Stufe zu Bauplänen zweiter Stufe zusammenfassen und so fort. Für diese Einteilung ist allerdings keinerlei evolutionäres Wissen notwendig. Bestimmte Teile dieser Lebewesen werden – nach Maßgabe unserer Einteilung und der zur Einteilung benötigten Kriterien – *identisch* sein, sie können mit demselben Namen belegt werden. Allerdings müssten wir genau genommen für korrespondierende Teile von Bauplänen der Stufe A, die wir zum Bauplan der Stufe B zusammengefasst haben, jeweils Indizierungen einführen. Betrachten wir hierzu ein konkretes Beispiel: Der Oberarm eines Hundes entspricht dem Oberarm eines Vogels hinsichtlich eines Kriteriums, bezüglich dessen wir beide zu dem Bauplan der Wirbeltiere zusammengefasst haben. Dieses Kriterium ist der Grundaufbau der Wirbeltiere mit ihren 2 paarigen Extremitäten, die entweder Beine, Arme, Flügel oder Flossen sein können). Wir hätten also nur eine Gleichheit der beiden Teile (Oberarme) hinsichtlich des Kriteriums vorliegen, dass ein in bestimmter Lage in der vorderen Extremität befindlicher Knochen als „Oberarmknochen“ bezeichnet wird. Wir können diese Form der Taxonomie (die üblicherweise als „künstliches System“ bezeichnet wird; s. JAHN et al. 1985) standardisieren, indem wir einen Prototypen definieren, bezüglich dessen wir z. B. Gleichheit der (relativen) Lage eines Teiles, oder des (anatomischen) Aufbaues desselben, oder schließlich dessen Funktion auszeichnen[1].

2. Eine durchaus andere Art der Beschreibung fertigen wir allerdings an, wenn wir die Frage stellen, ob es einen „natürlichen“ Zusammenhang von Bauplan 1 und Bauplan 2 der Stufe A gibt (also einen natürlichen Zusammenhang zwischen Hund und Vogel auf der Stufe der Wirbeltiere). Nehmen wir an, es ließe sich ein generischer Zusammenhang dergestalt aufweisen, dass eine Transformation von Bauplan 1 zu Bauplan 2 gezeigt werden kann, so ließe sich mit Fug der Index, den wir im künstlichen System hinter Teil x anbrachten, streichen. Gemeint ist also das Kriterium der Lage eines Knochens in der vorderen Extremität, hinsichtlich dessen die Zusammenfassung erfolgt ist – wir hätten also in klassischer Redeweise ein „natürliches System“ vorliegen. Es

[1] Dazu im Detail GUTMANN (1996).

wäre dann die Bezeichnung nicht **homonym**, sondern **synonym**. SIEWING bezeichnet die aus einem solchen Verfahren resultierenden Einteilungen als „systematischen Typus“:

> „Stark verschieden davon ist der »systematische Typus Mollusca« im Sinne REMANEs, er entspricht etwa der »Stammform« HENNIGs. Er kann rekonstruiert werden, nachdem die Phylogenie der Mollusca und damit die ihnen phylogenetisch nahestehenden Gruppen bekannt sind. (...) Es besteht Aussicht, ihn einmal real aufzufinden. *Neopilina* ist ein solcher Fall: Von zahlreichen Morphologen ist die Segmentierung des Molluskenkörpers als phylogenetische Ausgangsposition der Gruppe gefordert worden: *Neopilina* repräsentiert sie.“ (SIEWING 1982: 176)

Die Kriterien, die SIEWING zur Identifikation des Transformationszusammenhanges angibt, sind die klassischen Homologiekriterien, also etwa „Gleichheit der Lage, spezifische Qualität, Stetigkeit“ etc. die Teile x können nun als „homolog“ bezeichnet werden, sie sind „transformationsgleich“ wobei noch zu klären bleibt, wie die Transformationsgleichheit festgestellt wird. Denn die genannten Kriterien ließen sich im Prinzip – mit Bezug auf den Prototypen – auch schon im oben gezeigten Fall nutzen, ohne dass wir den Übergang zur Synonymie vollzogen.

Üblicherweise wird „Transformationsgleichheit“ unter Bezug auf explizit evolutionäre Vorgänge festgestellt. D.h. es wird unterstellt, dass die einzige Art von Transformation, die zulässig ist, eine auf evolutionsbiologischer Basis wäre. Diese Einschränkung erscheint aber unbegründet, was sich exemplarisch am geometrisierenden Forschungsprogrammen D´ARCY THOMPSONs und dem strukturalistischen Ansatz WEBSTERs und GOODWINs zeigen lässt. Auf nahezu gleicher Grundlage entwickelt demgegenüber GOULD ein explizit evolutionäres Rekonstruktionsprogramm, das schließlich im Rahmen der Konstruktionsmorphologie konsequent biomechanisch erweitert wird (dazu im Detail WEINGARTEN & GUTMANN 1995, GUTMANN & VOSS 1995, GUTMANN & NEUMANN-HELD 2000). In allen diesen Ansätzen wird der Ausdruck „Form“ und damit die möglichen Transformationen auf je eigene Erklärungszwecke bezogen. Mit der Differenz im Form- bzw. Transformationsbegriff würde aber bei jeder dieser Beschreibungen die Benennung der jeweiligen Teile selber differieren. Wir müssten also bei jedem der benannten Teile die Beschreibung mitangeben, innerhalb der die Bezeichnung verwendet wird; wir laufen mithin Gefahr, grundlegende anatomische oder morphologische Ausdrücke homonym zu verwenden: die Identität der Bezeichnung würde nicht die Identität der Referenten implizieren.

Evolutionäre Transformation als differenzbildendes Kriterium

Allen Unterschieden in der Theoriestruktur zum Trotz zeigen die angeführten Ansätze einige zentrale Ähnlichkeiten. Zum einen verzichten sie auf den Einbezug genealogischer Daten (im Falle des Strukturalismus wird dies sogar im Rahmen eines explizit anti-Darwnistischen Reflexes als besonderer Vorzug verstanden; s. GUTMANN & VOSS 1995). Zum zweiten wird jeweils explizit auf eine als grundlegend behauptete Taxonomie verzichtet. Das naming-Problem lässt sich also immer unter Angabe des jeweils grundlegenden Beschreibungssystemes lösen. Allerdings gilt dies auch im Falle „nicht-evolutionärer" Beschreibungssysteme , wie dies insbesondere die strukturalistische Position zeigt. Es lässt sich nun einfach durch eine Redevereinbarung herbeiführen, der gemäß Identität von Strukturen durch Klassenbildung über Baupläne als Kladogenese bezeichnet wird, während auf der anderen Seite die Angabe einer Transformationsabfolge die anagenetische Identität der Strukturen anzeigt. Dies führt uns zu der Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese, deren systematisches Verhältnis zu klären ist.

Anagenese und Kladogenese

Die Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese gehört zum selbstverständlichen Rüstzeug moderner phylogenetischer und evolutionsbiologischer Forschung. Dabei tritt allerdings eine Situation ein, die sich für den Wissenschaftler zur Notwendigkeit einer Entscheidung verdichtet. Um diese erläutern zu können, wollen wir uns zunächst gerade mit den – in anagenetischen Forschungsprogrammen in der Regel nicht berücksichtigten – Merkmalen, nämlich mit genealogischen im Sinne molekulargenetischer Marker beschäftigen. Hier zeigt sich folgende Fallunterscheidung:

1. Wenn Differenzierung als wesentlich genealogisches Geschehen angesehen wird, dann wird nach Kriterien gefragt, die Auskunft über den Grad von Verwandtschaft geben. Eine solche Sortierung gelingt z. B. durch Sequenzvergleiche „guter" Marker. Es ergibt sich daraus – zunächst für die rezenten Formen – eine Verteilung, wobei die Abstände zwischen den Formen das gesuchte Maß der Verwandtschaft ist. Entscheidend ist für die Nutzung „genealogischer „ Daten, dass sie zunächst nur Auskunft geben über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen „existierenden" Formen. Die Rede von der Form kann – wie im Falle der Baupläne auch, durchaus taxonomisch orientiert werden. Jedoch wird mit der taxonomischen Sortierung, die eben mit anderen Merkmalen erfolgen kann eine zweite Beschreibung aufgelegt, die nun hinsichtlich der genetischen Merkmale als Resultat ein gutes Beispiel einer „natürlichen Taxonomie" abgibt[2]. Interessanterweise ist diese genealogische Sortierung aber rein *rezenter* Natur; d. h. es wird eine Sortierung über nicht rezente Formen ja nur insofern erzeugt, als diese jeweils einen Ort auf den Wegen von einer rezenten zu einer zweiten rezenten Form einnehmen. Die nicht-rezenten Formen erscheinen selber also lediglich im Lichte der Sequenzen der rezenten Formen.[3]

2. Wird hingegen nach den evolutionären Übergängen von Clades gefragt, dann müssen Kriterien gegeben werden, die es erlauben, diese Übergänge zu rekonstruieren. Diese Kriterien können durchaus als Sequenzänderungen auf der Basis von DNA-Abschnitten angegeben werden; entscheidend ist nun aber, dass sowohl die rezenten Clades, als auch deren Kennmarken (also die DNA-Abschnitte selber) nun ihrerseits im Lichte der nicht-rezenten Formen erscheinen.

Im ersten Fall erhalten wir also eine letztlich nicht-evolutionäre Kladistik, während wir im zweiten Fall eine nicht-kladistische Evolutionsrekonstruktion vor uns haben. Das beunruhigende Ergebnis unserer Betrachtung besteht darin, dass das Patt, von dem wir ausgingen, zu einer Fallunterscheidung führt. Haben wir ein Erkenntnisinteresse formuliert, das auf die Klärung von Ähnlichkeiten nach Verwandtschafts- oder Funktionskriterien zielt, werden wir eine kladus-erzeugende Methode wählen. Dabei zeigt sich, dass eine Klassenerzeugung nach Verwandtschaftsgraden fast selbstverständlich vorgenommen wurde und wird, dasselbe aber mit Blick auf Funktionskriterien weithin fehlt. Historisch finden sich dafür sehr wohl Beispiele, wie das GOULDsche Forschungsprogramm im Ansatz oder ökologische Beiträge zeigen (s. WEINGARTEN & GUTMANN 1995, GUTMANN 1998a, GUTMANN & WEINGARTEN 2004). Wichtig für unser methodologisches Interesse ist aber hier, dass wir nach eben diesen Kriterien etwa der Verwandtschaftsgleichheit abstrahieren. Nehmen wir das, z. B. im mikrobiologischen Zusammenhang pragmatisch gut begründete 70 % DNA-Ähnlichkeitskriterium oder das 3 %-Sequenzhomologie-Kriterium, wonach als einer Art zugehörig diejenigen Lebewesen klassifiziert werden, die bis zu 3 % Sequenz-Gleichheit zeigen (AMANN & ROSSELLO-MORA 2002, ROSSELLO-MORA & AMANN 2000) Betrachten wir die angezeigte Methode als geeignet für die Identifikation der Variantenerzeugung, so

[2] Wir bleiben hier bei der Benennung als Taxonomie und eben nicht als Systematik (dazu GUTMANN 1996). Der Ausdruck „natürlich" rechtfertigt sich als Benennung relativ zum investierten Zweck, eine Sortierung von Lebewesen vorzunehmen, die die „Familienverhältnisse" derselben untereinander wiedergibt. Die Zwecke selber allerdings sind sinnvollerweise nicht als natürliche anzusprechen.

[3] Dabei lassen wir hier ganz und gar außer Betracht, inwieweit die Methoden, die zur genealogischen Rekonstruktion nicht-rezenter Formen genutzt werden, ihrerseits nicht ebenfalls kritikbedürftig sind (dazu GUTMANN & JANICH 2002).

könnten wir gerade jenen Vorgang beschreiben, den wir in der biologischen Theoriebildung als Genese von Kladus bezeichnen. Dieser Vorgang lässt sich hinsichtlich zweier Aspekte unter Zugrundelegung unseres Verfahrens charakterisieren:

1. Es werden Varianten bezüglich eines Standards (Gleichheitskriterium) produziert.
2. Bezüglich dieses Kriteriums werden zugleich auch identische Tokens (nämlich die einzelnen rezenten Lebewesen) des Types (re-)produziert.

Wir können beides als „identische" bzw. „nicht-identische" Reproduktion reproduktiver Einheiten bezeichnen. Anhand dieser Beschreibung der Kladogenese können wir nun sehr gut die Charakteristik der Anagenese rekonstruieren. Hierbei gehen wir zunächst auch von rezenten Formen aus, und ermitteln in einem zweiten Schritt mögliche Antezedenten. Doch tritt nun hier eine grundsätzliche Differenz zutage: während wir nämlich kladogenetisch auch ohne jedes Wissen über Antezendenten auskommen, gilt dies nicht für anagenetische Betrachtungen. Dies ist zum einen trivial, denn um „Höher-/Weiterentwicklungen" beschreiben zu können, benötigen wir eine Ausgangsform von der her wir die rezenten Formen als („höher/weiter entwickelte") Deszendenten begreifen und Anfangsformen bezüglich deren wir die Rekonstruktion selber vornehmen. Zugleich aber wird die rezente Lebewelt als Ergebnis eines Transformationsgeschehens angesehen, dessen Mechanismus unstrittig Reproduktion ist (etwa in Sinne differentieller Reproduktion), über deren Verlauf aber nur hinsichtlich nicht-kladogenetischer Beschreibungen Auskunft erteilt werden kann. Diese Beschreibungen werden an (denselben) Lebwesen vorgenommen, wie die kladogenetischen. Nur sind in diesem Fall die Kriterien der Zusammenstellung zu Gruppen andere. Der intuitiv am leichtesten einsichtige Fall dürfte wieder eine morphologische Beschreibung sein. Hier werden wir „Arten" unserer Ausgangstaxonomie (d. h. solch Einheiten, von denen möglicherweise gilt, dass sie gemäß bestimmter Kriterien als reproduktive Einheiten definiert sind) zu Konstruktionen und Konstruktionstypen zusammenfassen. Nehmen wir das Beispiel von *Lumbricus terrestris*, dann könnte die resultierende Konstruktion dieser Form identisch sein mit der Konstruktion anderer Oligochaeten – auch Artgrenzen möglicherweise sogar jenseits der Oligochaeten überschreitend. Die resultierenden „anelidenartige" Konstruktion dient uns nun dazu, mögliche evolutionäre Transformationen so zu ermitteln, dass als Resultat (notwendigerweise) u.a. solche Formen sich ergeben, die wir heute als *Lumbricus terrestris* auffassen. Obwohl also der Referent der Beschreibung identisch ist (*L. terrestris*), werden die Beschreibungsresultate nach ihren Zwecken deutlich unterschieden sein. Die Differenz der Zwecke erlaubt es uns andererseits, die nicht-kladus-bildende Beschreibung zur Kladusbildung zu nutzen. Was wir aber dann erhalten, sind eben keine Verwandtschaftskreise, sondern Formenkreise, die etwa nach Maßgabe der unterschiedlichen Fungibilitäten eines und desselben Konstruktionstypes erstellt werden. Die resultierende Kladistik ist eine im Modus des „als-ob": Die rezenten Formen, die im Lichte der nicht-rezenten als deren Resultate anzusehen sind, erscheinen nun als Types, bezüglich deren die nicht-rezenten Formen die Tokens der Transformationsreihe sind. Die Kladusbildung, die sich als Kladogenese der Anagenese ansprechen lässt, ist nun ihrerseits notwendig abhängig von eben dem investierten evolutionären Wissen – im Gegensatz zum obigen Resultat, das die Kladogenese selber lieferte. Wir müssen also die beiden Beschreibungen von *L. terrestris* – obwohl sie denselben Referenten haben, durch einen Index, der die Beschreibungszwecke angibt, voneinander unterscheiden. Wir kommen zu der etwas irritierenden und kontraintuitiven Feststellung, dass *L. terrestris* ein homonymer Ausdruck sein kann.

Methodologisch gilt dies invariant zu den Beschreibungsmitteln; d. h. nicht nur für die noch immer irgendwie intuitiv aufzufassende morphologische Beschreibung, sondern auch für die mit genetischen Datensätzen arbeitende.

Mikro- und Makroevolution

Wir können in einem letzten Schritt eine weitere Unterscheidung aufnehmen, die mit der Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese verwechselbar ist, nämlich jene von Mikro- und Makroevolution. Der Referent der Bezeichnungen ist jeweils als ein und derselbe Naturvorgang gedacht, nämlich Evolution. Das hinter dieser Unterscheidung liegende Problem ist allerdings wesentlich älter, als es die – vornehmlich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts aufkommende – Debatte vermuten lässt; es ist genaugenommen älter als das Evolutionsproblem selber, indem es auf die Frage nach den Referenten der niederen und der höheren Kategorien des enkaptisch-hierarchischen Systems abzielt, das LINNÉ im Sinne in eines natürlichen Systems zu erstellen bestrebt war. Diese Frage wird in ihrer evolutionsbiologischen Relevanz sofort sichtbar, wenn wir die Schwierigkeit der Darstellung paläontologischer Ergebnisse gewärtigen, die schon seit ihren Anfängen bei LYELL und in der Weiterführung bei DARWIN bemerkt worden. Während LYELL am Gradualismus als grundsätzlicher Form der Entwicklung festhält, bietet sich mit DARWINs Züchtungsmodell eine mögliche Erklärung an, für den „fossil records" in der vorgefundenen Form. Es kann nämlich diesem Modell zufolge davon ausgegangen werden, dass die Fossilabfolge tatsächlich unvollständig ist, d. h. dass die in der

Fossilabfolge auszumachenden Brüche und zum Teil radikalen Unterschiede der vorfindlichen Typen nicht Ausdruck einer kataklysmischen Entwicklung sind, wie dies von Seiten CUVIERs nahegelegt wurde, sondern dass hier lediglich die Übergangsformen ausgefallen seien – eben jene seither mit großem Eifer gesuchten „missing links". Diese Betrachtung fußt im wesentlichen auf der Nutzung der Züchtungsmetapher und des Züchtungsmodells, bei dem die Kontinuität des Vererbungsvorganges notwendige Bedingung von evolutionärer Entwicklung ist. U. a. mit SCHINDEWOLF war im 20. Jahrhundert (wieder) ein Theorietypus aufgetreten, der im Gegensatz zu den DARWINschen Kontinuitätsüberlegungen die Lückenhaftigkeit der Fossilabfolge als Ausdruck einer typenartigen Entwicklung versteht. Dies wurde von SCHINDEWOLF im Rahmen seiner Tyostrophietheorie mit der Dreigliederung von Typogenese, Typostase und Typolyse für verschiedene Stämme gezeigt. Eines der prominentesten Beispiele sind hierbei die Ammoniten. Dieses Konzept der Typogenese nimmt HEBERER[4] kritisch auf, indem er zunächst die Bestimmungsmerkmale der Typogenesetheorie, nämlich einen mehrstufigen Prozess, identifiziert:

„1. Eine Phase tiefgreifender Umbildung qualitativer Art, autonom sprunghaft, revolutiv, explosiv, also zeitlich eng begrenzt. Das Ergebnis sei ein neuer „Bauplan", einer neuer „Typus" von der Ausgangsform wesentlich verschieden.

2. Eine Phase einer mehr kontinuierlichen, konsekutiven, quantitativen, evolutiven, orthogenetischen Ausgestaltung des neuen Bauplans, vorwiegend durch Anpassung an die Gegebenheiten des Gesamthabitats (...)." (HEBERER 1943: 552).

3. Eine Phase des Extremwuchses (Gigantismus) und abnormaler Formen, die SCHINDEWOLF auch als „Vergreisungsphase" bezeichnete und die kennzeichnend für den Niedergang eines Typus (Bauplanes) sein soll.

Durch diese Dreistufigkeit des evolutiven Prozesses als eines typogenetischen Prozesses ergibt sich eine sehr scharfe Trennung von Mikro- und Makrophylogenie. Während die Makrophylogenie sprunghaft die großen Bauplanänderungen vollzieht, ist die Mikrophylogenie im wesentlichen mit der Ausgestaltung und Radiation der einzelnen Typen im Sinne von adaptiven Vorgängen erfasst. Sehr genau zeigt HEBERER auf, dass das Typusproblem zunächst rein sprachlich dadurch zustande kommt, dass die einzelnen Taxa innerhalb des hierarchischen Systems als wirklich existierende Einheiten vorgestellt werden, so dass nach Kriterien der Art, Gattungs-, Familien-, Ordnungs-, Klassen- und Stammunterscheidung gesucht werden muss. Diesen Unterschieden muss in der Natur etwas entsprechen. HEBERER versucht nun zu zeigen, dass zwischen Makro- und Mikrophylogenie nicht nur *kein* Widerspruch besteht, sondern dass sich letztlich alle makrophylogenetischen Vorgänge in mikrophylogenetische Verschiebungen der Merkmalsysteme, d. h. in kontinuierliche Einzelschritte auflösen lassen. Dabei sucht er insbesondere nach einer genetischen Begründungsmöglichkeit:

> „Es ist nun aber undurchführbar, hier etwa Markomutation und Mikromutationen grundsätzlich zu trennen, denn der Übergang ist völlig gleitend. Es kommt hinzu, dass in Folge der für alle Gene anzunehmenden Pleiotropie (phylogenetische Vielseitigkeit) eine Mutation für ein bestimmtes Phän eine große, für ein anderes dagegen nur eine geringfügige Änderung bedeuten kann und manche Wirkungen sich dem direkten Nachweis entziehen. Das Mutationsgeschehen ist in dieser Hinsicht als absolut einheitlich zu betrachten und jene Grenzziehung künstlich." (HEBERER 1943: 576).

Damit ist das Problem der Typogenese als Scheinproblem angesprochen, dem ein eigentlich kontinuierlicher, im Sinne der damals aktuellen Genetik interpretierbarer Vorgang zugrunde liegt. Großmutationen werden von HEBERER zurückgewiesen, denn bei diesen trete eine Schwierigkeit auf, die wir als ein Standardargument eigentlich populationsgenetischen Argumentierens kennen:

> „Sollte dennoch – wider jeder Erwartung – ein solcher Mechanismus existieren, so würde für die Entstehung eines neues Typus dieser gerichtete komplex-makromutative Vorgang mindestens zweimal in gleicher oder sehr ähnlicher Weise, nämlich je einmal in jedem Geschlecht, auftreten müssen und die betreffenden Geschlechtspartner müssten überdies noch Gelegenheit zur Paarung haben." (HEBERER 1943: 580).

Der entscheidende Gedanke liegt also hier in einem Zusammenschluss von Mikro- und Makroevolution – der auf den ersten Blick gewisse Ähnlichkeiten zur versuchten Synthese von Anagenese und Kladogenese aufweist. Da die höheren Kategorien (also üblicherweise jene an Art und evtl. an die Gattung anschließenden) ausdrücklich als „natürlich" anerkannt werden müssen, so wie eben auch die niedrigeren (dies wirft dann das Problem der Unterart-Kategorie auf; dazu etwa MAYR 1979 & 1997), stellt sich die Schwierigkeit, wie jene aus diesen durch kleinschrittige Änderungen (dies ist die

[4] Näheres dazu in: GUTMANN (2006).

zentrale DARWINsche und DARWINistische Prämisse) zustandekommen. Makromutationen schließt HEBERER dabei sinnvollerweise – aus den von ihm genannten Gründen – aus. Doch so überzeugend die Idee selber ist, in der Anschauung bereitet sie einige Probleme: während wir nämlich für die Unterscheidung von Arten ein (im übrigen auch nur empirisches; s. GUTMANN 1996) Kriterium besitzen, gilt dies schon nicht mehr für die Gattung oder die Familie. Doch das entscheidende methodologische Problem besteht hier darin, dass möglicherweise eine auf genealogische Verhältnisse zielende Sortierung von Lebewesen zwar etwas mit Mutationen zu tun hat (als Anzeiger nämlich einer genealogischen Differenz[5]), dass aber daraus nicht notwendigerweise Schlüsse für evolutionäre Vorgänge zu ziehen sind. Mit Blick auf unsere Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese kommen wir also auch für die Unterscheidung von Mikro- und Makroevolution zu der Vermutung, es könne sich (hier ausgelöst durch die undifferenzierte Verwendung des Ausdrucks „Evolution“) um die Vermischung von, nach Methode und Gegenstand durchaus unterschiedlichen, Beschreibungen handeln. Eine Bestätigung dieser Vermutung mag man in der Mayrschen Forderung nach strikte Trennung zwischen den Ausdrücken Concept, Kategorie und Taxon erblicken:

> „The word „species“ is applied to three very different objects or phenomena: (1) the species concept, (2) the species categorie, and (3) species taxa. Endless confusion in the literature has resulted from the failure of some authors to discriminate among these three very different meanings of the word „species“. The species concept is the biological meaning or definition of the word „species“. The species category is a particular rank in the Linnean hierarchy – the traditional hierarchy in which organisms are placed. Each rank in this hierarchy (such as species, genus, order, and so on) is referred to as a category. To determine whether a population belongs in the species category, one tests it against the species definition. Species taxa are particular populations or groups of populations that comply with the species definition; they are particulars („individuals“) and thus cannot be defined, only described and demarcated against each other.“ (MAYR 1997: 133)

Das concept wäre danach die Bedeutung des Ausdrucks „Art“, die Kategorie die Stufe im System und das Taxon eine konkrete Gruppe von biologischen Individuen, die von MAYR allerdings zugleich nicht nur selber als Individuen angesprochen werden, sondern darüber hinausgehend ausdrücklich als Naturgegenstände (zur Kritik dieser Position s. GUTMANN 1996). Lassen wir die Frage hier ganz außer acht, ob damit nicht der Art eine herausgehobene Stellung zuzuerkennen wäre, was dazu führte, letztlich nur noch in dieser eine „natürliche Einheit“ zu erblicken (MAYR selber äußert diesen Gedanken durch die Betonung der besonderen Rolle der Art für ökologische, evolutionäre und genetische Prozesse; s. MAYR 1979: 236ff.). Als Kriterien der Einordnung kommen dann für die höheren Kategorien nur mehr etwas vage Vorschläge zur Geltung, wie dies MAYR selber konzedieren muss:

> „A sound Darwinian classification, thus must be based on a balanced consideration of genealogy and similarity (degree of difference).“ (MAYR 1997: 137)

Denn die hier anzuschießende Frage wäre natürlich gerade jene nach den Kriterien gelungener Balance (diese ist als physikalische oder technische Metapher leicht auszudeuten, als Modell für das Verhältnis von Genealogie und Ähnlichkeit aber schwer umzusetzen). Folgen wir unserer Rekonstruktion des Verhältnisses von Anagenese und Kladogenese, dann handelt es sich ja – der Verwendung desselben Ausdruckes zum Trotz – um zwei wohlunterscheidbare Beschreibungszwecke, nämlich die genealogische Sortierung rezenter Formen zum einen und die Bestimmung der evolutionären Verhältnisse rezenter und nicht-rezenter Formen zu einander. Verzichten wir auf die Identifikation von Mikro- und Makroevolution[6], so droht nun aber – wie bei Anagenese und Kladogenese auch – das Auseinanderfallen des Referenten zweier Beschreibungen. Wir wollen uns daher in einem letzten Schritt eine Lösung dieses Problems vergegenwärten, die aus den Anfängen der wissenschaftlichen (Evolutions-)Biologie selber abgeleitet werden kann, aus den pragmatischen Anfängen der Darwinschen Züchtungsanalogie nämlich als Grundlage evolutions- und entwicklungstheoretischen Forschens[7].

Grundzüge der konstruktiven Evolutionstheorie[8]

Die angezeigten Methodenprobleme sind nur zu vermeiden, wenn ein geregelter Sprachaufbau erfolgt, wobei die Anfänge dieses Aufbaues durch Rückbezug auf lebensweltliche Praxis eine kulturalistische Grundlegung erfahren. Der methodische Anfang zeigt einige Be-

[5] Als solches ist diese selber durchaus strittig, denn es kann ja regelmäßig aus „Rückmutationen“ geben.

[6] Die sich übrigens empirisch möglicherweise einstellen mag; dies wäre dann aber methodologisch nicht mehr auszuweisen, sodass die Übereinstimmung kontingent wäre.

[7] Zur Rechtfertigung der Unterscheidung von Darwinscher und Darwinistischer Evolutionstheorie s. GUTMANN & WEINGARTEN (1999).

[8] Die folgende Darstellung ist nach GUTMANN (2002).

sonderheiten gegenüber denen anderer Wissenschaften wie etwa Chemie und Physik. Für diese Wissenschaften konnte der Ausgangspunkt bei poietischen Praxen im engeren Sinne genommen werden, d. h. dass das herstellende Handeln, die Erzeugung von Gegenständen und die dabei entwickelten und angewandten Verfahren als Grundlage der Gegenstandskonstitution auftraten. Dies ist hier insofern anderes, als die Herstellung von Lebewesen wie deren Veränderung und Einsatz nicht ohne weiteres dem poietischen Handeln zugehören. So ist schon bei der einfachen Hälterung von Lebewesen der Erfolg von Handlungen regelmäßig davon abhängig, dass – und wie – sich Verläufe einstellen. Dies ist bei Pflanzen sinnfällig, wie der Anbau von Getreide oder Gemüse zeigt. Hier muss nämlich mitunter in mehreren, z.T. zeitlich deutlich voneinander getrennten Schritten, die Bereitung des Bodens und schließlich die Aussaat erfolgen. Das Auskeimen und -treiben des Samens ist ein Verlauf, dessen Resultat abzuwarten bliebt. Ist das Austreiben erfolgt, kann die weitere Bearbeitung der Pflanzen direkt oder in ihrer Umgebung vorgenommen werden. Ganz ähnliches findet sich beim Obstanbau oder allgemeiner im Gartenbau[9]. Doch auch für den Umgang mit Tieren spielt die Arbeit mit Verläufen eine wichtige Rolle, denke man nur an Aufzucht- oder Mastverfahren. In diesen Fällen zeigen sich verfahrensrelative Einschränkungen der Verfügbarkeit von Lebewesen hinsichtlich der jeweiligen Zwecke. Diese Einschränkungen dürfen allerdings nicht als ontologische Bestimmung verstanden werden, so als beschrieben sie gleichsam die Residualsphäre des „Natürlichen“. Vielmehr ist die Unverfügbarkeit sinnvoll immer nur in Bezug auf ausgezeichnete Verfahren zu bestimmen[10]. Dies zeigt aber auch, dass die Rede über Lebewesen selbst im lebensweltlichen Zusammenhang kultureller (noch nicht wissenschaftlicher) Praxen relativ zu dem mit ihnen gepflegten Umgang strukturiert ist. Genau dieser Aspekt lebensweltlichen Umganges mit Lebewesen bildet den methodischen Anfang zur Grundlegung von Evolutionstheorie. Die wesentlichen Elemente derselben sollen im folgenden kurz zur Darstellung gelangen.

Der Umgang mit Lebewesen als methodischer Anfang

Der Umgang mit Lebewesen ist keinesfalls auf Züchtung beschränkt, wie die Verwendung zu Zwecken der Konsumption und Arbeitsleistung zeigen. Während sich die konsumptive Verwendung von selbst versteht verdienen aber der Arbeitseinsatz und die Züchtung im engeren Sinne eine genauere Betrachtung. Als Zwecke eines Arbeitseinsatzes lassen sich beispielhaft das Reiten ebenso nennen wie das Ziehen eines Pfluges oder allgemeiner der Transport von Lasten. Regelmäßig sind ferner für die Verwendung von Tieren als Arbeitstiere Kriterien der Eignung zu bestimmten Zwecken anzugeben, die direkt oder indirekt mit dem Körperbau korrelieren[11]. Eben diese Aspekte können als Kriterien für die Auswahl von Lebewesen zu den je gesetzten Zwecken verstanden werden – unter Hinweis auf die zu erwartende Effizienz. Ist die Hälterung[12] im wesentlichen an der Bereitstellung von Lebewesen (hier Tieren) orientiert (zur Analyse der Hälterung s. GUTMANN 1996), so ist dies bei der Züchtung anders. Züchtung ist das wesentliche lebensweltliche Verfahren zur gezielten Manipulation und Veränderung von Lebewesen[13], wobei diese zu Zwecken der Erzeugung veränderter Lebewesen erzeugt und gehalten werden. Diese Unterschiede sollten aber die Tatsache nicht verdecken, dass es sich bei Züchtung sowohl als bei Hälterung um Praxen oder Praxisformen handelt, sodass die in ihnen als Edukte oder Produkte verwandten Lebewesen in ihren Eigenschaften jeweils verfahrensrelativ bestimmt sind. Wenn also im weiteren von „Eigenschaften“, „Fähigkeiten“ oder „Merkmalen“ von Lebewesen die Rede ist, gilt dies streng hinsichtlich der in die genannten Praxen eingehenden Unterscheidungszwecke.

Die Züchtung

Da Züchtung eine Praxis[14] ist, lassen sich einschlägige Unterscheidungen treffen, wie etwa die Zwecke von Handlungen, die dazu benötigten Mittel sowie die verwendeten Materialien. In Fortsetzung des bisher nur im Überblick dargestellten können unter Züchtungszielen die Angaben der jeweils gewünschten oder bevorzugten Eigenschaften der zu züchtenden Lebewesen verstanden werden. Handelt es sich um bestimmte Regungen bei Tieren (was im Falle von Rennpferden oder Zugtieren leicht vorzustellen ist) so können zusätzlich Prüfungsverfahren über den jeweiligen Züchtungserfolg Auskunft geben. Die Züchtungsziele werden mithilfe von Züchtungs-

[9] Man denke nur an das Zurechtschneiden oder Propfen von Obstbäumen, das Stutzen oder Formschneiden von Hecken etc.

[10] Es lässt sich also fraglos mit Lebewesen „nicht alles“ machen. Was jedoch möglich oder unmöglich ist zeigt eben erst die Verfahrensdurchführung. Da nicht alle Zwecke im Rahmen eines bestimmten Verfahrens erreichbar sind können diese eben auch verändert werden, und, wo sich prinzipielle Widerstände zeigen, auch gewechselt werden.

[11] Ganz ähnliches lässt sich übrigens auch für Pflanzen zeigen, bedenkt man nur typische Stabilitätsprobleme bei Weizenhalmen im Zusammenhang der Vergrößerung der Tragekapazitäten.

[12] Dies schließt nicht aus, dass es im Verlaufe der Hälterung zur Fortpflanzung kommt. Diese ist aber relativ zum Zweck der Sache beiläufig.

[13] Das bedeutet nicht, dass es faktisch nicht auch andere gäbe. Verweist man in diesem Zusammenhang auf gentechnische Methoden, so ist das insofern nicht einschlägig, als es hier ja um die Bestimmung der Anfänge geht. Im übrigen ist auch für gentechnische Methoden die (nicht nur historische) Rückbindung an Züchtung zu erinnern (dazu GUTMANN 1998b & 2005).

[14] Auch die Darwinsche Nutzung von Züchtung für evolutionstheoretische Zwecke erfolgt unter Hinweis auf den Handlungscharakter. Allerdings finden sich hier mehrfach empiristische Missverständnisse und Selbstmissverständisse, was etwa die Abfolge von natürlicher, unbewusster und bewusster Züchtung zeigt (s. DARWIN 1896).

verfahren erreicht, zu welchen z. B. Inzucht im engeren und weiteren Sinne, Reinlinienzucht, Kreuzungszucht, bei Pflanzen schließlich Pfropfung und Selbstung (dazu und weiters SCHÖNMUTH et al. 1986; zur Pflanzenzüchtung SCHEIBE 1951) gehören. Des weiteren lässt sich wie bei der Hälterung von Hälterungsbedingungen so bei der Züchtung von Züchtungsbedingungen sprechen. Diese beeinflussen das Züchtungsresultat z.T. ganz erheblich, sodass etwa das Wissen um günstige physikalische wie chemische Bedingungen, die Ernährung etc. einen erheblichen Teil züchterischen Erfolges ausmacht[15]. Nimmt man zu diesen Bedingungen noch den Grad der Panmixie oder Isolation, sowie den Zustand des Züchtungskollektives selber (damit ist z. B. der Inzuchtgrad, der Dominanzgrad bestimmter Merkmale o.ä. gemeint), welche der Züchter ebenfalls bestimmt, hinzu, so wird deutlich, dass die Züchtung ein Herstellungsverfahren unter Nutzung natürlicher Verläufe ist. Das Züchtungsmaterial wird gemäß den bisherigen Überlegungen in Form von Züchtungssorten zusammengestellt[16].

Die rationale Bestimmung von Züchtungszielen

Bei der Auszeichnung von Züchtungszielen ließen sich zwei Sprachebenen unterscheiden, die lebensweltliche, direkt der Praxis entspringende und eine standardisierte Form die als wissenschaftliche (hier als biologische) bezeichnet wurde. Schon innerhalb der Züchtungspraxis ist eine möglichst genaue Bestimmung von Züchtungszielen für den Erfolg der Züchtung von großer Bedeutung. Sieht man von sinnfälligen Beispielen der Merkmalswahl ab (wie etwa die Blütenfarbe oder die Hautfarbe) und wendet sich den Leistungen (im oben genannten Sinne) von Lebewesen zu, so werden insbesondere jene Merkmale von Bedeutung sein, die direkt oder indirekt mit diesen Leistungen oder Arbeitsverrichtungen verbunden sind. Sollen Merkmale dieser Art beschrieben werden können, ist die Nutzung technischen oder physikalischen Wissens notwendig. Das skizzierte Modellierungsverfahren erzeugt dabei einen Sprachübergang, da Teile von Lebewesen für deren Beschreibung lebensweltliche Sprachstücke in L zur Verfügung stehen, unter Verwendung expliziten technischen Wissens als Strukturen beschrieben werden (in S). Damit ist der lebensweltliche Sprachkontext – innerhalb der Züchtung – verlassen. Die Strukturierung von Lebewesen erfolgt durch die Verwendung von Sprachstücken in S allerdings nicht im einfachen Sinne einer Beschreibung, weswegen hier der Terminus der Strukturierung vorgezogen wird. Diese Strukturierung vollzieht sich unter präskriptiver Nutzung des in die Modellierung eingehenden Wissens und bildet den Anfang der präparativen Praxis der Morphologie, also einer biologischen Disziplin. Der methodische Anfang der Morphologie ist damit ebenfalls in Züchtungswissen zu finden; wiewohl nicht ausschließlich oder gar auf dieses zu reduzieren, da technisches Modellwissen hinzukommt. Zusammenfassend lassen sich damit folgende Sprachebenen unterscheiden, die jeweils auf Praxen referieren:

1. Lebensweltliche und technische Beschreibung.

Zu dieser Ebene wurden hier solche Sprachstücke gezählt, die sich auf Praxen des Umganges mit Lebewesen beziehen, wie etwa Merkmale, Bewegung, Fortbewegung[17], Nahrungsaufnahme etc., ohne dass biologisches Wissen zu investieren wäre. Anatomische Beschreibungen, zunächst des Menschen, dann auch von Tieren und Pflanzen können als L zugehörig angesehen werden. Anatomie wäre als „Kunst“ (ars) anzusprechen und nicht als Wissenschaft, sie gehörte eher in den Bereich handwerklicher Praxis.

2. Standardisierte Wissenschaftssprachen.

Zu diesen gehörten Sprachstücke von Wissenschaften, wie Physik, Chemie oder Mathematik und eben auch der Biologie. Unter Nutzung nicht-biologischen, wissenschaftlichen Wissens oder technischen aus L können biologische Beschreibungssprachen konstruiert werden, wie etwa jene der Morphologie.

Entscheidend für das weitere ist bei beiden Sprachebenen der präskriptive Aspekt. Obgleich etwa im Rahmen der Morphologie (in S) Beschreibungen von Lebewesen und deren Anatomie (Beschreibungen in L) vorgenommen werden, handelt es sich bei einer gelungenen Beschreibung eben nicht um die Darstellung eines schon einfach Vorhandenen sondern um die Strukturierung des je untersuchten Lebewesens (zur näheren Durchführung s. GUTMANN 2000). Entsprechend ist auch der Sprachaufbau vorzunehmen. So ist L im wesentlichen an Typenstandards orientiert. Darunter ist die Fixierung der Beschreibungssprachmittel durch exemplarische Redevereinbarungen zu verstehen, wie sich an der Verwendung eines Flusskrebsbeines zur exemplarischen Einführung der Bezeichnung seiner Teile (Glieder) etwa Coxa oder Basis, klar machen lässt. Von anderer Natur ist der Standard der Strukturierung im Falle von S. Hier ist von einem Funktionsstandard zu sprechen, da die Strukturierung in der aufgezeigten Form durch Modellierung mittels technischen Wissens erfolgt (zur näheren Unterscheidung s. GUTMANN 1996).

[15] Dies kann u.a. zum Zwecke des Aufbaues einer Rationalen Ökologie genutzt werden; dazu GUTMANN & JANICH (2002).

[16] Auch diese sind also „Kulturgegenstände“, wie u.a. eine eingehende Analyse der Mendelschen Kreuzungen zeigt (dazu GUTMANN 1996).

[17] Die Unterscheidung von Bewegung und Fortbewegung ist in der Tat grundlegend, da es ja zahlreiche Lebensformen gibt, die sehr wohl das erste unternehmen und das letzte unterlassen (man denke an Aktinien, oder Balaniden; zu letzteren W.F. GUTMANN 1960).

Die Reihung von Züchtungszielen

In einem letzten Schritt, der wiederum auf die Züchtung und das oben skizzierte Modellierungswissen referiert, muss nun noch die über mehrere Kreuzungsgenerationen hinweg vollzogene Reihung von Züchtungszielen betrachtet werden. Z.T. kann ein Züchtungsziel pragmatische Bedingung zur Etablierung des nächsten Züchtungszieles sein; d. h., dass sich Züchtungsziele bestimmter Art erst erreichen lassen, nachdem andere Züchtungsziele zuvor realisiert wurden. In diesem Fall kann von Vorgängern die Rede sein, die als pragmatische Bedingung der Möglichkeit dadurch bestimmter Nachfolger zu verstehen sind. Die in der Züchtung etablierte zeitliche Reihe von Vorgängern und Nachfolgern wird als Gestaltreihe der Züchtungstiere hinsichtlich der Züchtungsziele dargestellt (in L). In der funktionellen Beschreibung (in L, wenn es sich um Leistungen von Lebewesen handelt) gibt diese Reihe die Verbesserung der ausgezeichneten Leistungen an. Die zeitliche Reihenfolge ist damit eine solche von einem gegebenen (d. h. hier immer im ersten Schritt erzeugten) zu einem erreichten (hier also in einem der Folgeschritte erzeugten) Zustand der beschriebenen Lebewesen. Mit dieser Betrachtung zur Reihung von Züchtungszielen in Bezug auf die funktionelle Strukturierung von Lebewesen sind die Vorarbeiten zur evolutionstheoretischen Rekonstruktion von Lebewesen abgeschlossen. Die Ausführung erfolgt in zwei Schritten, wobei zunächst die Gegenstandseinführung durch die konstruierende Morphologie und dann die eigentliche evolutive Rekonstruktion durch die rekonstruierende Morphologie skizziert wird.

Vom Lebewesen zur Konstruktion

Regelmäßig wird unter Morphologie eine beschreibende Disziplin verstanden, deren Aufgabe in der Darstellung vorhandener Strukturen von Lebewesen zu sehen ist. Lebewesen „bestehen" dieser Auffassung zur Folge aus Strukturen oder sind aus ihnen „aufgebaut", diese mithin einfach zu „entdecken". Dieser Auffassung sind schon früh Überlegungen entgegengesetzt worden, welche die Teile von Lebewesen in einen funktionellen Zusammenhang zu bringen bemüht waren (etwa UEXKÜLL 1973). Entgegen deskriptivistischen Konzepten ist der vorgestellte Ansatz insofern präskriptiv, als Strukturen das Ergebnis von Handlungen im Sinne der präparativen Erstellung sind (dazu näher GUTMANN 1996, 2000). Ausgehend von Beschreibungen von Regungen, Bewegungen, Leistungen etc. von Lebewesen werden funktionelle Strukturierungen (in S) von Teilen dieser Lebewesen (in L) vorgenommen. Die nach ausgezeichnete Kriterien hinreichende Beschreibung der resultierenden Strukturen ist damit immer auf eine bestimmte Regung, Bewegungsform o.ä. bezogen und zunächst noch funktionsmorphologisch. Werden nun mehrere solcher Strukturierungen vorgenommen und auf die Gestalt des gesamten Lebewesens bezogen, so ist der Übergang zur konstruktionsmorphologischen Strukturierung möglich. Die am Maschinenmodell gewonnene Rede über den „Kraftschluss" wird nun zur Einführung des Wortes „Kohärenz" verwendet. Dabei bezeichnet „Kohärenz" nicht eine Eigenschaft von Lebewesen sondern eine Norm unter der funktionell geschlossene Konstruktionen strukturiert werden sollen. Die bei der präparativen Erstellung erarbeiteten Strukturen werden also in Hinsicht auf die Kohärenz der jeweiligen Leistungen zu einer Konstruktion des Lebewesens zusammengefasst. Selbstverständlich lassen sich auch für dasselbe Teil eines Lebewesens mehrere unterschiedliche Funktionen modellieren. Die resultierenden Beschreibungen liefern letztlich einen „funktionellen" bzw. biomechanischen „Bauplan" von Lebewesen[18]. Die Nutzung der durch Modelle bereitgestellten Beschreibungssprache führt zu Strukturierungen von Lebewesen, die sich z.T. grundlegend von anderen biologischen Beschreibungen unterscheiden. Dies gilt insbesondere für klassisch taxonomische Beschreibungen, die sich regelmäßig an Typenstandards orientieren (dazu GUTMANN 1996).

Aus der kurzen Skizze des funktions- und konstruktionsmorphologischen Arguments geht der methodologische Status der resultierenden Aussagen hervor. Hierbei handelt es sich nämlich zunächst um Strukturierungen rezenter Formen. Dies ändert sich grundsätzliche beim Übergang zur evolutionstheoretischen Nutzung konstruktionsmorphologischer Beschreibungen im Rahmen der rekonstruierenden Morphologie[19].

Von der Konstruktion zur Rekonstruktion

Stellt die konstruierende Morphologie mögliche Gegenstände evolutiver Rekonstruktion durch bezug auf rezente Lebensformen bereit, so muss die eigentliche Rekonstruktion mit anderen Mitteln vorgenommen werden. Die kritische Rekonstruktion funktionalistischer Modellverständnisse zeigte die resultierenden me-

[18] Die Charakterisierung als „biomechanisch" resultiert aus der Tatsache, dass das Wort Bauplan ebenfalls von großer Mehrdeutigkeit ist und etwa im genetischen oder entwicklungsbiologischen Zusammenhang grundlegend anderes bedeutet als im taxonomischen, im morphologischen oder im systematischen (dazu GUTMANN 1996).

[19] Als gleichsam beispielhaftes Ergebnis ist eine methodische Reihenfolge auch innerhalb der Morphologie auszumachen, was die Spracheinführungen anbelangt, nämlich von Anatomie zu Funktions-, Konstruktions- und Rekonstruktionsmorphologie. Konstruktionsmorphologie ist also zu Zwecken der rekonstruktionsmorphologischen Betrachtung immer schon notwendig, wiewohl das Umgekehrte nicht gilt. Desgleichen lässt sich Konstruktionsmorphologie nicht ohne funktionsmorphologische Kenntnisse betreiben, das Umgekehrte ist aber sehr wohl möglich.

thodologischen Schwierigkeiten an, von denen die bekannte Zirkelproblematik nur die auffälligste ist. Geht man wiederum auf die Darstellung der Züchtung zurück, so findet sich in den „Gestaltreihen" der Züchtungsziele der gesuchte Anfang für evolutive Betrachtungen. Dies gilt jedenfalls für rezentbiologisch anfertigbare Beschreibungen, d. h. a fortiori für den genealogischen wie den formentheoretischen Zusammenhang, die beide gleichermaßen schon bei Darwin eine grundlegende Rolle spielten (dazu GUTMANN 1996, GUTMANN & WEINGARTEN 1999). Unter Beschränkung auf den formentheoretischen Aspekt, können zunächst die Gegenstände der evolutiven Rekonstruktion in den durch die konstruierende Morphologie erstellten Konstruktionen gesehen werden. Diese wurden wiederum aus den Gestaltreihen der Züchtung unter funktioneller Modellierung gewonnen und ergaben wie ausgeführt Reihen von Vorläufern und Nachfolgern. Terminologisch wird der Übergang zur morphologischen Beschreibung dadurch vollzogen, dass im weiteren statt von Vorgängern von Antezedenten und statt von Nachfolgern von Postsequenten die Rede ist. Dabei müssen die Konstruktionen rezenter Lebewesen als Endzustände einer Transformationsreihe aus Antezedenten und Postsequenten betrachtet werden, d. h. sie stellen die jeweils aktuellen Postsequenten und in ordinaler Hinsicht einfach die letzten der Reihe dar. Die Aufgabe der Rekonstruktion besteht in der Erstellung von Transformationsreihen. Dabei gehen Begründungs- und Berichtsperspektive in charakteristischer Weise auseinander. Obgleich zwar evolutionäre Transformationen als Übergänge von Antzedenten zu Postsequenten geschildert werden, ist die Rekonstruktionsreihenfolge umgekehrt. Es werden also jeweils „mögliche" Antezedenten „gegebener" Konstruktionen gesucht. In den Folgeschritten sind die Antezedenten selber die Postsequenten der Rekonstruktion zu denen die weiteren Antezedenten zu suchen sind etc. Der Übergang von einem Transformationsschritt zum nächsten muss unter Verweis auf explizierbare Transformationsprinzipen geschehen. Nimmt man nun die Verbesserung von Maschinen als Modellgrundlage, so wird der terminologische Übergang zur Optimierung von Konstruktionen möglich. Transformationsreihen sind also Reihen von Konstruktionen deren Reihenfolge sich nach Maßgabe der Optimierung der jeweiligen Postsequenten ergibt[20]. Bezeichnet man die dabei investierten Transformationsregeln als Rekonstruktionprinzipien (nicht von Lebewesen, sondern von Konstruktionen), so können Transformationsreihen von Konstruktionen erstellt werden. Als Rekonstruktionsprinzipien werden die Transformationsregeln deshalb bezeichnet um die Umkehrung der Reihenfolge zu markieren; denn wie gesehen war die Verbesserung einer Maschine resp. eines Lebewesens (innerhalb der Züchtung s.o.) das gesetzte Handlungsziel, welche es zu realisieren galt. Doch ist die Optimierung keinesfalls die einzige Möglichkeit der Veränderung von Konstruktionen. Es kann vielmehr auch die ebenfalls am Maschinenmodell diskutierte Erweiterung der Einsatzmöglichkeiten als Grundlage genommen werden. Hierbei wäre für Konstruktionen von Differenzierungen zu sprechen. Die Transformationsreihe würde also in ein Differenzierungs-/Optimierungsfeld umgesetzt:

Ist es möglich mehrere Antezedenten zu einer Konstruktion zu rekonstruieren so können zusätzlich zu den Transformationsreihen Differenzierungen vorgenommen werden, die sich als Differenzierungsfelder zusammenfassen lassen. Für die Antezedenten der End-Konstruktion gilt natürlich ebenfalls die Kohärenz-Norm. D.h. auch für die rekonsturierten Konstruktionen muss die funktionelle Geschlossenheit sichergestellt werden[21]. Nach diesem letzten Schritt ist es nun auch möglich den methodologischen Ort der Rede über Optimierung innerhalb evolutionstheoretischer Ansätze zu bestimmen. Tatsächlich ist Optimierung weder eine Eigenschaft „lebender Systeme" noch gar der „Evolution". Auch die Identifikation von Evolution mit Optimierung ist ein schlichtes Missverständnis der Mittel, die benötigt werden, um Aussagen über mögliche evolutive Transformationen von Konstruktionen zu tätigen. Werden nämlich Differenzierung und Optimierung als Rekonstruktionsprinzipen verstanden, so handelt es sich um Begriffe in S und eben nicht in L. Da zudem von Optimierung wie Differenzierung nur rekonstruktiv die Rede war, entfällt jeder Verdacht der Ontologisierung beschreibungssprachlicher Mittel, die für die Darstellung evolutiver Verläufe verwendet wurden.

Struktur der Synthese

Wir können nun im Lichte unserer pragmatischen Lesung der Darwinschen Überlegungen auf die Anfangsfrage zurückkommen, ob es nämlich eine Möglichkeit gibt, die Identität des Referenten unserer beiden, als Klado- und Anagenese, bzw. Mikro- und Makroevolution bezeichneten Vorgänge aufzuzeigen. Eine solche „Synthese" scheint aus den angeführten Gründen nicht möglich auf der Ebene der je schon erarbeiteten Abstraktionen selber, denn hier erhielten wir entweder eine eingedeutete Kladogenese (also auf der Ebene eines jeweils rekonstruierten Evolutionszustandes) oder umgekehrt eine eingedeutete Anagenese (auf der Ebene ei-

[20] Die bedeutet zugleich, dass die oben geforderten Indizierung der jeweils betrachteten Leistungen etc. vorgenommen worden sein müssen.

[21] Daraus ergibt sich ein wichtiges Kriterium für die Unterscheidung von gelungener und misslungener Rekonstruktion (näher dazu GUTMANN 1996).

ner hinsichtlich der Anagenese schon strukturierten Kladogenese). Wir können uns die Situation an der Züchtung verdeutlichen, indem wir fingieren, es wären mehrere Varianten einer Sorte von Tieren (etwa Kälbern) durch Züchtung erzeugt worden, die sich hinsichtlich bestimmter Eigenschaften (etwa der Leistungsfähigkeit für bestimmte Nutzungen) unterscheiden. Diese Differenzen mögen sich ferner in bestimmten morphologischen Details ausdrücken (man denke an die Stellung und Geometrie der Beine, den Muskel- und Sehnenbesatz in Relation zu den jeweiligen Insertionen am Skelett etc.). Den jeweils in der aktuellen Generation vorliegenden Tieren gingen etliche – aus verschiedenen Linien – voraus und es werden etliche – in verschiedene Linien – folgen. Dies geschieht in der Regel dadurch, dass nicht etwa alle Tiere für die weitere Züchtung verwendet werden, sondern nur einige; die jeweilige Komplementärgruppe wird dann z. B. für die „Produktion“ genutzt. Übertragen wir nun diese Beschreibung auf unsere Unterscheidungen von Ana- und Kladogenese, dann entspricht die Auftrennung der Zuchtlinien (inklusive der mitunter vorzunehmenden Einzüchtungen) der „Anagenese“ bezüglich des Zuchtzieles (es können dies mitunter auch mehrere gleichzeitig sein). Die Differenzierung der Population über die Linien hinweg hingegen der Kladogenese. Die entscheidende Asymmetrie – um die es uns hier zu tun ist – besteht darin, dass wir über die Anagenese überhaupt nur unter Kenntnis der Kladogenese etwas wissen können, während umgekehrt die Kladogenese jederzeit als Sortierung nach Verwandtschaftsgraden auch ohne Kenntnis der Anagenese möglich ist. Umgekehrt kann über Kladogenese zu einem anagenetisch früheren als dem gegenwärtigen Zeitpunkt zwar durchaus etwas gesagt werden. Es handelt sich dann aber um ein eingedeutetes Wissen bezüglich weiterer, empirisch sachhaltiger Annahmen (etwa bezüglich der Varianz innerhalb kreuzender Populationen). Der eigentümliche, oben angezeigte Wechsel der Perspektive mit Blick auf ein bestimmtes Individuum besteht nun darin, dieses einmal als z. B. Produktions- oder Reproduktionstier anzusprechen und einmal als Element innerhalb einer Linie von Reproduktionstieren. Der Versuch, anagenetische auf kladogenetische Aussagen abzubilden, bedeutete, mithin die Kenntnis des Züchtungsplanes (denn nichts andere ist die Linie der Reproduktionstiere) aus der Differenzierung des Züchtungskollektive zum gegenwärtigen Zeitpunkt zu ermitteln. Ganz abgesehen von den empirischen Schwierigkeiten, mit Blick etwa auf Einkreuzungstiere, die zum gegebenen Zeitpunkt möglicherweise gar nicht mehr vorhanden sind (etwa weil deren Linie aufgegeben wurde), oder in Abständen immer wieder eingekreuzt werden, zeigt sich aber nun das methodologische Problem der Vermischung zweier Beschreibungen:

1. Im einen Falle haben wir einen Zuchtplan vor uns, der – etwa in Form einer idealisierten Darstellung – die Abfolge der Züchtungsziele angibt. Bezüglich der Züchtungsziele können dann die jeweiligen Abweichung als Leistungsdifferenzen angegeben werden. Wir betrachten hier also die Einheit in der Divergenz und sind somit in der Lage die „Verbesserungen“ einer Linie hinsichtlich der ausgewählten Ziele zu bestimmen.

2. Im anderen Fall aber haben wir die Beschreibung der Streuung einer Population bezüglich eines oder mehrerer Leistungskriterien vor uns. Wir betrachten also die Divergenz in der Einheit und sind mithin in der Lage selbst bei mehr oder minder gleichem Aussehen die „besten Individuen“ für gesetzte Zwecke zu identifizieren .

Während im ersten Fall die Individuen als Reproduktionstiere in der Abfolge der Kreuzungsschritte fungieren (die Produktionstiere erscheinen hier möglicherweise gar nicht, und wenn, dann eben nur in der Nutzung als Reproduktionstiere), sind die Individuen im zweiten Falle Produktionstiere (wobei dann Reproduktion ebenfalls als Produktion gilt). Die Adäquatheit unserer Beschreibungen wird im ersten Fall an der Reproduktion der Abfolge der Zuchtziele bemessen, im zweiten an der Differenzierung über die Leistungskriterien.

Schluss

Wir können uns nun der anfänglichen Frage, wie nämlich das Verhältnis von Anagenese und Kladogenese respektive Mikro- und Makroevolution methodologisch zu bestimmen sei wieder zuwenden. Beziehen wir die beiden Unterscheidungspaare auf je einen und denselben Naturprozess zurück, dann ergeben sich all die hier entwickelten Schwierigkeiten. Wir müssten entweder zu dem Schluss kommen, dass die resultierenden Widersprüche den vermeintlichen Naturprozess selber charakterisierten, oder die Kriterien der Unterscheidung der jeweiligen Teilprozesse genau jener Beliebigkeit preisgeben, wie sie etwa die MAYRsche Untersuchung aufwies. Als Alternative müssen wir eine Vereinheitlichung nicht des abstrakten Beschreibungsresultates (also des eigentümlich ungegenwärtigen Naturvorganges „Evolution“) sondern vielmehr des methodischen Beschreibungsanfanges vornehmen – und das ist in diesem Fall, wie unsere Darwinrekonstruktion gezeigt hat, die menschliche Züchtungspraxis. Die Vereinigung der Rede über die genannten vier Prozesse lässt diese also nicht als unterschiedliche Aspekte der Natur erscheinen, sondern als hinsichtlich des methodischen Anfanges identifizierbare Strukturierungen des Züchtungshandelns. Während Kladogenese sich auf die Produktion von Differenzen in einer hinsichtlich der Reproduktion

identischen Züchtungsgruppe bezieht, bezeichnet Anagenese die (nach Leistungskriterien) idealisierte Reihung der Züchtungszielen – zunächst in pragmatischer, dann in zeitlicher Reihe.

Der Ausdruck Mikroevolution bezeichnet solche Vorgänge innerhalb reproduktiver Einheiten, die die Variantengenese, Makroevolution solche Vorgänge, die die Veränderung von Invarianten der (identischen) Reproduktion betreffen. Weder also geht Kladogenese (gleichsam nach vollständiger Beschreibung der Lebewelt) in Anagenese, noch geht Mikroevolution (gleichsam unter Anhäufung von in Summa hinreichenden Differenzen innerhalb einer reproduktiven Einheit) in Makroevolution über. Es handelt sich um, nach Gegenstand wie Methode unterschiedene Beschreibungen zu differenten Erklärungszwecken. Wir würden also die eher an kladogenetischen Fragen orientierten Ergebnisse der NAP als zwar begrüßenswerte, aber hinsichtlich des anagenetischen Gehaltes wenig aussagekräftige Parallele zu den anagenetisch orientierten aber kladogenetisch wenig aussagekräftigen Ergebnissen der konstruktionsmorphologischen Rekonstruktion ansehen müssen. Abweichung wie Kongruenz wären dann hinsichtlich ihres Bezuges auf ein – wie auch immer zu bestimmendes – „natürliches Sortiment" der Lebewesen geltungsmäßig irrelevant.

Zusammenfassung

Es wird gezeigt, dass die molekularbiologisch ermittelte, als „New Animal Phylogeny" (NAP) popularisierte Metazoa-Großphylogenie weit besser als bisher vermutet mit morphologiebasierten Vorläufermodellen vereinbar ist. Bei den betreffenden Vorläufermodellen handelt es sich um konstruktionsmorphologisch begründete Bauplanableitungen, die von W.F. GUTMANN und Mitarbeitern zwischen 1966 und 1976 ausgearbeitet und seitdem als „Gallertoid-Hydroskelett-Theorie" weiterentwickelt wurden. Es handelt sich hierbei um Rekonstruktionen zur Anagenese der Hauptstammlinien des Tierreiches; die Rekonstruktion der Kladogenese ist sekundär. Dementsprechend werden im vorliegenden Artikel zunächst die Übereinstimmungen in den anagenetischen Aussagen von NAP und Gallertoid-Hydroskelett-Theorie dargelegt. Im Anschluss wird gezeigt, dass auch die neuen kladogenetischen Resultate der NAP im Rahmen der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie unproblematisch sind, insbesondere die molekularsystematisch ermittelte Genealogie der Deuterostomia sowie der Zerfall der Protostomia in Ecdysozoa und Lophotrochozoa. Da sich die umfassende Vereinbarkeit in anagenetischen und kladogenetischen Aspekten z. Z. anhand der neuen Deuterostomia-Phylogenie am besten demonstrieren lässt, wird diese als Interpretationsrahmen für eine exemplarische Re-Interpretation zweier umstrittener Fossilformen (Stylophora und Vetulicolia) herangezogen.

Literatur

ADOUTTE A., BALAVOINE G., LARTILLOT N. & R. DE ROSA (1999): Animal evolution – the end of intermediate taxa? — Trends Gen. **15** (3): 104-108.

AMANN R. & R. ROSSELLO-MORA (2002): Mikrobiologische Aspekte der Biodiversität. — In: JANICH P., GUTMANN M. & K. PRIEß (Hrsg.): Biodiversität. Wissenschaftliche Grundlagen und gesellschaftliche Relevanz. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 161-180.

COOK C.E., JIMENEZ E., AKAM M. & E. SALO (2004): The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade. — Evol. Dev. **6** (3): 154-163.

DARWIN Ch. (1896): The Variation of Animals and Plants under Domestication. — Vol. **I** & **II**. New York.

DOPAZO H. & J. DOPAZO (2005): Genome-scale evidence of the nematode-arthropod clade. — Genome Biol. **6** (5): R41.1-R.41.10.

FIELD K.G., OLSEN G.J., LANE D.J., GIOVANNONI S.J., GHISELIN M.T., RAFF E.C., PACE N.R. & R.E. RAFF (1988): Molecular phylogeny of the animal kingdom. — Science **239** (4841): 748-753.

GUTMANN M. (1996): Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand. – Beitrag der Methodischen Philosophie zu einer konstruktiven Theorie der Evolution. — VWB, Berlin, 1996.

GUTMANN M. (1998a): Methodologische und normative Aspekte der Umweltbewertung – Elemente einer Rationalen Ökologie. — In: THEOBALD W. (Hrsg.), Integrative Umweltbewertung. Theorie und Beispiele aus der Praxis. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 65-92.

GUTMANN M. (1998b): Zur Ontologie des Genbegriffes: Systematische Rekonstruktionen zur Rationalen Genetik. — In: DALLY A. (Hrsg.), Wie weit reicht die Macht der Gene? Loccumer Protokolle **22** (98): 27-57.

GUTMANN M. (2000): The Status of Organism. Towards a constructivist theory of organism. — In: PETERS D.S. & M. WEINGARTEN (Hrsg.), Organisms, Genes and Evolution. Steiner Verlag, Wiesbaden: 17-32.

GUTMANN M. (2002): Funktion und Modell. Zum methodologischen Status der Rede über Funktion und ihre Bedeutung für evolutionäre Rekonstruktionen. — In: SCHLOSSER G. & M. WEINGARTEN (Hrsg.), Formen der Erklärung in der Biologie. VWB, Berlin: 17-46.

GUTMANN M. (2005): Gene und Ethik. Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen zu einem Mißverständnis. — In: DABROCK P. & J. RIED (Hrsg.), Therapeutisches Klonen als Herausforderung für die Statusbestimmung des menschlichen Embryos. mentis, Paderborn: 89-108.

GUTMANN M. (2006): Hugo Dingler und das Problem der Deszendenztheorie. — In: JANICH P. (Hrsg.), Wissenschaft und Leben. Transcript, Bielfeld: 113-122.

GUTMANN M. & P. JANICH (2002): Methodologische Grundlagen der Biodiversität. — In: JANICH P., GUTMANN M. & K. PRIEß (Hrsg.), Biodiversität. Wissenschaftliche Grundlagen und gesellschaftliche Relevanz. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 281-353.

GUTMANN M. & E. NEUMANN-HELD (2000): The Theory of Organism and the Culturalist Foundation of Biology. — Theor. Biosci. **119**: 276-317.

Gutmann M. & T. Voss (1995): The disappearence of Darwinism – oder: Kritische Aufhebung des Strukturalismus. — In: Rheinberger H.-J. & M. Weingarten (Hrsg.), Jahrb. Ges. Theor. Gesch. Biol. **2**/1995: 195-218.

Gutmann M. & M. Weingarten (1999): Gibt es eine Darwinsche Theorie? Überlegungen zur Rekonstruktion von Theorie-Typen. — In: Brömer R., Hoßfeld U. & N.A. Rupke (Hrsg.), Evolutionsbiologie von Darwin bis heute. VWB, Berlin: 105-130.

Gutmann M. & M. Weingarten (2004): Preludes to a Reconstructive „Environmental Science". — Poiesis & Praxis **3** (1-2): 37-61.

Gutmann W.F. (1960): Funktionelle Morphologie von *Balanus balanoides*. — Abh. Senck. Nat. Forsch. Ges. **500**: 1-43.

Haase A., Sterb M., Wächter K. & G. Bicker (2001): A tissue-specific marker of Ecdysozoa. — Dev. Gen. Evol. **211** (8-9): 428-433.

Heberer G. (1943): Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. — In: Heberer G. (Hrsg.), Die Evolution der Organismen. Fischer, Jena: 545-585.

Jahn I., Löther R. & K. Senglaub (Hrsg.; 1985): Geschichte der Biologie. — Fischer, Jena.

Mayr E. (1979): Evolution und die Vielfalt des Lebens. — Springer, Berlin, Heidelberg.

Mayr E. (1997): This is Biology. — Belknap, Cambridge.

Rossello-Mora R. & R. Amann (2000): The species concept in prokaryotic taxonomy. — Graue Reihe Nr. 22, Europäische Akademie zur Erforschung von Folgen wissenschaftlich-technischer Entwicklungen GmbH, Bad-Neuenahr-Ahrweiler.

Roy S.W. & W. Gilbert (2005): Resolution of a deep animal divergence by the pattern of intron conservation. — Proc. Nat. Acad. Sci. **102** (12): 4403-4408.

Ruiz-Trillo I., Riutort M., Foucarde M., Baguna J. & J.L. Boore (2004): Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of Plathelminthes. — Mol. Phyl. Evol. **33** (2): 321-332.

Scheibe A. (1951): Einführung in die allgemeine Pflanzenzüchtung. — Eugen Ulmer, Stuttgart.

Schöhnmuth G., Flade D. & G. Seeland (1986): Tierproduktion. — Harri Deutsch, Frankfurt a.M.

Siewing R. (1982): Biologische Evolution – Einführung in die Problematik. — In: Siewing R. (Hrsg.), Evolution. UTB Stuttgart, New York: 95-118.

Telford M.J. & R.R. Copley (2005): Animal phylogeny: fatal attraction. — Curr. Biol. **15** (8): R296-R299.

Uexküll J.v. (1973): Theoretische Biologie. — Suhrkamp, Frankfurt a.M.

Weingarten M. & M. Gutmann (1995): Ein gescheiterter Bestseller? Bemerkungen zu Gould und seinen Kritikern. — Nat. u. Mus. **125** (9): 271-280.

Anschrift der Verfasser:

Jun. Prof. Mathias Gutmann
Institut für Philosophie
Philipps-Universität Marburg
Wilhelm Röpke Str. 6B
35032 Marburg
Germany
E-Mail: gutmann@mailer.uni-marburg.de

Dr. Michael Gudo
Morphisto-Evolutionsforschung
und Anwendung GmbH
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: mgudo@morphisto.de

Dipl.-Biol. Tareq Syed
Morphisto-Evolutionsforschung
und Anwendung GmbH
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: syed@em.uni-frankfurt.de